Dynamique des populations

HLMA609

2014-2015

Dernière mise à jour : le 1er avril 2015

Institut de Mathématiques et de Modélisation de Montpellier (I3M)

Université Montpellier 2

Matthieu Alfaro.

Ce poly réutilise certains passages des polys antérieurs de Jérôme Droniou, Marc Herzlich, Philippe Castillon, Pierre-Louis Montagard. Merci à eux.

Table des matières

Première partie

MODELES DISCRETS

Chapitre 1

Une population (suites récurrentes)

Dans ce Chapitre on considère une population seule (sans compétiteur extérieur, sans prédateur, sans coopérateur...) non divisée en compartiments (mâles/femelles, matures/immatures...). Le temps est mesuré de manière discrète par un entier naturel n. Au temps n (mesuré en siècles, années, heures...) on note p_n la taille (mesurée en unités, centaines, milliers, millions...) de la population. En particulier on a toujours $p_n \geq 0$. On suppose que la taille initiale p_0 est connue et que

$$p_{n+1} = p_n + f(p_n), \tag{1.1}$$

où f est une fonction de croissance. Mathématiquement on dispose donc d'une suite définie par récurrence :

$$\begin{cases} p_0 > 0 \text{ donné} \\ p_{n+1} = p_n + f(p_n). \end{cases} \tag{1.2}$$

La question centrale en dynamique des populations est : "quel est le devenir de cette population ?", ou "Va t elle s'éteindre ? survivre ? exploser ?"... Pour y répondre nous allons chercher à comprendre le comportement de la suite (p_n) quand $n \to +\infty$. Les différents cas possibles sont :

- $p_n \to 0$: EXTINCTION.
- $p_n \to l \neq 0$: SURVIE AVEC SATURATION.
- $p_n \to +\infty$: EXPLOSION.
- La suite n'a pas de limite ! C'est pénible mais ça peut arriver...

Evidemment le comportement va fortement dépendre de la fonction de croissance f choisie et, parfois, de la condition initiale. Déjà, les zéros de f jouent un rôle important.

Théorème 1.0.1 (Les zéros de f sont des candidats)**.** *Si la suite (p_n) a une limite l quand $n \to +\infty$ alors soit $l = +\infty$ soit $f(l) = 0$.*

Autrement dit, résoudre l'équation $f(l) = 0$ est un réflexe car cela donne les candidats de tailles de population limites, auxquels if faut rajouter "$+\infty$" et le pénible "pas de limite".
Au delà des zéros de f, sa forme change aussi le comportement de la suite. Nous allons étudier 3 grands types de fonction de croissance.

1.1 Croissance LINEAIRE

La fonction de croissance la plus simple est donnée par

$$\boxed{f(p) = rp}$$

où r est une constante non nulle et strictement supérieure à -1. Il s'agit ici d'une croissance LINEAIRE. C'est le modèle de Malthus (1766-1834). Quand $r > 0$ la croissance n'étant pas freinée on s'attend à ce que la population augmente infiniment. Quand $-1 < r < 0$ on s'attend à ce que la population tende vers zéro.
Le Théorème 1.0.1 nous dit déjà que : soit $p_n \to 0$, soit $p_n \to +\infty$, soit la suite n'a pas de limite. On a

$$\begin{cases} p_0 > 0 \text{ donné} \\ p_{n+1} = (1+r)p_n, \end{cases}$$

qui est une suite géométrique.

Théorème 1.1.1 (Modèle LINEAIRE discret)**.** *On peut calculer tous les termes de la suite :*

$$p_n = (1+r)^n p_0.$$

- *Si $r > 0$ alors $p_n \to +\infty$, soit EXPLOSION.*
- *Si $-1 < r < 0$ alors $p_n \to 0$, soit EXTINCTION.*

1.2 Croissance NON LINEAIRE

1.2.1 Croissance logistique

Dans le modèle précédent, lorsque $r > 0$, rien ne freine la population et la taille devient infinie. Ceci n'est pas très réaliste... En effet les ressources ne sont pas infinies et il faut "lutter" pour elles. Il y a donc une compétition intraspécifique (i.e. au sein de la même population) pour les ressources. Pour modéliser cela, la fonction de croissance la plus simple est

$$\boxed{f(p) = rp(1-p)}$$

où $r > 0$ est une constante. On parle de croissance logistique (un logarithme est "caché"... cf Chapitre 4). C'est le modèle de Verhulst (1804-1849). Il s'agit ici d'une croissance NON LINEAIRE. Quand $p \approx 0$, on a $f(p) \approx rp$ et on est proche de la croissance LINEAIRE de Malthus. Néanmoins quand p grandit, le terme $-rp^2$ prend de plus en plus d'importance et vient freiner la croissance...
Le Théorème 1.0.1 nous dit déjà que : soit $p_n \to 0$, soit $p_n \to 1$, soit $p_n \to +\infty$, soit la suite n'a pas de limite. Dans la suite on suppose $0 < p_0 < 1$. On a

$$\begin{cases} 0 < p_0 < 1 \text{ donné} \\ p_{n+1} = p_n + rp_n(1-p_n). \end{cases}$$

Dans ce cas NON LINEAIRE, on n'est plus capable de calculer tous les termes mais on peut parfois, par un raisonnement qualitatif, déterminer le comportement de la suite (p_n). On renvoie à l'exercice 1.3.5 pour une telle étude.

Théorème 1.2.1 (Modèle logistique discret)**.** *Si $0 < r < 2$ alors $p_n \to 1$, soit SURVIE AVEC SATURATION.*

Remarque 1.2.2. *Quand $r > 2$ le comportement de la suite devient périodique/oscillant voire chaotique ! Cette grande difficulté mathématique sera résolue par le passage au temps continu au Chapitre 4. Néanmoins, du point de vue de la biologie, les phénomènes oscillants voire chaotiques sont observés et les modèles discrets permettent d'en rendre compte.*

1.2.2 Croissance bistable ou avec soeuil : effet Allee

Dans le modèle de Verhulst, la croissance est maximale à faible taille de population. Néanmoins, dans certains cas, à population faible la croissance peut être freinée (effet Allee faible) voire négative (effet Allee fort) car il est alors difficile de trouver un partenaire sexuel et/ou les recombinaisons génétiques sont insuffisantes. Pour modéliser cet effet Allee fort, on peut introduire un effet de soeuil dans le modèle précédent de Verhulst. On se donne un soeuil $0 < \theta < 1$ puis : si p est inférieur à un soeuil θ alors la population décroit, si p est supérieur à θ alors la population croit. Le prototype d'une telle fonction de croissance est

$$\boxed{f(p) = rp(p-\theta)(1-p)}$$

où $r > 0$ est une constante. Il s'agit ici d'une croissance NON LINEAIRE. C'est un modèle bistable.
Le Théorème 1.0.1 nous dit déjà que : soit $p_n \to 0$, soit $p_n \to \theta$, soit $p_n \to 1$, soit $p_n \to +\infty$, soit la suite n'a pas de limite. On a

$$\begin{cases} 0 < p_0 < 1 \text{ donné} \\ p_{n+1} = p_n + rp_n(p_n - \theta)(1 - p_n). \end{cases}$$

On n'en dira pas plus sur le modèle bistable discret mais on se rattrapera sur le modèle bistable continu dans le Chapitre 4.

1.3 Exercices

Exercice 1.3.1 (Suite arithmétique)**.** *En 2000, l'île de Ré compte 10 000 aigrettes. Chaque année elle gagne 100 aigrettes.*

1. *Quel est votre pronostic sur le devenir de la population d'aigrettes ? Extinction ? Survie avec saturation ? Explosion ? Autre ?*

   On note p_n le nombre d'aigrettes (comptées en milliers) l'année $2000 + n$.
2. *Que vaut p_0 ?*
3. *Ecrire une relation de récurrence entre p_{n+1} et p_n.*
4. *Calculer p_n en fonction de n. Déterminer alors $\lim_{n\to+\infty} p_n$.*

Exercice 1.3.2 (Suite géométrique)**.** *En 2000, l'île de Ré compte 10 000 aigrettes. Chaque année 5% des oiseaux disparaissent. Reprendre les questions de l'exercice précédent.*

Exercice 1.3.3 (Suite arithmético-géométrique)**.** *En 2000, une petite ville compte 10 000 habitants. Chaque année 5% des habitants migrent vers la grande ville, mais 100 nouveaux habitants arrivent. On note p_n le nombre d'habitants l'année $2000 + n$.*

1. *Déterminer la fonction f telle que*

$$p_{n+1} = p_n + f(p_n).$$

2. *Déterminer l'unique nombre l vers lequel la suite (p_n) peut tendre.*
3. *On pose $v_n = p_n - l$. Trouver une relation de récurrence entre v_{n+1} et v_n. Calculer v_n en fonction de n.*
4. *Calculer p_n en fonction de n. Quel est le devenir de la population de la ville ?*

Exercice 1.3.4 (Explosion)**.** *On donne*

$$\begin{cases} p_0 = 1 \\ p_{n+1} = p_n + p_n^2. \end{cases}$$

1. *Quels sont les comportements possibles de la suite* (p_n) *quand* $n \to +\infty$ *?*
2. *Montrer que la suite est croissante.*
3. *En déduire que* $\lim_{n\to+\infty} p_n = +\infty$.

Exercice 1.3.5 (Modèle logistique discret)**.** *On considère le modèle logistique discret avec* $r = 1$ *:*

$$\begin{cases} 0 < p_0 < 1 \text{ donné} \\ p_{n+1} = p_n + p_n(1 - p_n). \end{cases}$$

Dans ce cas précis ($r = 1$) *on va montrer le Théorème 1.2.1, c'est à dire* $p_n \to 1$ *(survie avec saturation).*

1. *Construire le tableau de variations de la fonction* g *définie par*

   $$g(x) = x + x(1 - x) = 2x - x^2.$$

   En déduire que $0 < p_n < 1$ *pour tout entier* n.
2. *Montrer que la suite* (p_n) *est croissante.*
3. *En déduire que* $p_n \to 1$.
4. *Que se passe t il si* $p_0 = 2$ *? Et si* $1 < p_0 < 2$ *? Et si* $p_0 > 2$ *?*

Exercice 1.3.6 (Suite de Fibonacci)**.** *On considère la suite récurrente définie par*

$$\begin{cases} u_0 = u_1 = 1 \\ u_{n+2} = u_n + u_{n+1}. \end{cases}$$

décrivant une population de lapins.

1. *Calculer les premiers termes. Quel est votre pronostic ?*
2. *Montrer que la suite est croissante. En déduire que* $u_n \to +\infty$.
   En fait on peut calculer tous les termes. Allons y !
3. *Déterminer les réels* $\alpha < \beta$ *solutions de* $x^2 - x - 1 = 0$.
4. *Déterminer les réels* A *et* B *pour que la suite* (v_n) *définie par*

   $$v_n = A\alpha^n + B\beta^n,$$

   vérifie $v_0 = v_1 = 1$.
5. *Montrer que la suite* (v_n) *vérifie le problème initial de Fibonnaci. Déterminer alors* $\lim_{n\to+\infty} v_n$.

Chapitre 2

Matrices

Dans le Chapitre précédent, une seule population était étudiée, sans distinction en sous-groupe (par la taille ou le sexe ou l'âge...). Dans ce cas, les suites récurrentes sont l'outil de base. Dans le but d'étudier plusieurs populations qui interagissent ou une population découpée en sous groupes dans le Chapitre 3, nous avons besoin de l'outil "matrices". Ce Chapitre est donc un peu "théorique" mais il prendra tout son sens "pratique" dans les applications pour plusieurs populations au Chapitre 3 et au Chapitre 5.

2.1 Définitions, opérations

Définition 2.1.1 (Matrice)**.** *Une matrice réelle A de taille (n, p) est un tableau à n lignes et p colonnes. Chaque case du tableau est occupée par un nombre réel.*
La valeur du réel occupant la case située dans la i-ème ligne et la j-ème colonne est appelé coefficient à la position (i, j) et est en général noté a_{ij}.

• Voici quelques exemples : $A = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 1 & 2 \end{pmatrix}$, $B = \begin{pmatrix} 1 & \pi & 3,14 \\ 1 & \frac{1}{2} & 0 \end{pmatrix}$, $C = \begin{pmatrix} a_{11} & \dots & a_{1p} \\ \vdots & & \vdots \\ a_{n1} & \dots & a_{np} \end{pmatrix}$. Quel est le nombre de lignes ? De colonnes ? La position et la valeur de chacun des coefficients ?
• Les matrices qui ont le même nombre de lignes et de colonnes sont dites **matrices carrées**. Une matrice carrée très utile est la **matrice I_n** ou **matrice identité** de taille (n, n). Il s'agit de la matrice à n lignes et n colonnes dont les coefficients diagonaux sont égaux à 1 et tous les autres valent 0 :

$$I_n = \begin{pmatrix} 1 & 0 & \cdots & 0 \\ 0 & 1 & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \cdots & 0 & 1 \end{pmatrix} , \quad I_2 = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 1 \end{pmatrix} ,$$

ou encore : les coefficients de I sont les a_{ij} tels que $a_{ij} = 1$ si $i = j$ et $a_{ij} = 0$ sinon.
• D'autres matrices carrées utiles sont les **matrices diagonales**, de la forme :

$$\begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 & \dots & 0 \\ 0 & \lambda_2 & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & 0 \\ 0 & \cdots & 0 & \lambda_n \end{pmatrix} , \quad \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix} ,$$

où les λ_1, ..., λ_n sont des nombres réels.

• On rencontrera aussi les matrices **triangulaires supérieures** dont tous les coefficients en dessous de la diagonale sont nuls :

$$\begin{pmatrix} \lambda_1 & * & \cdots & * \\ 0 & \lambda_2 & \ddots & \vdots \\ \vdots & \ddots & \ddots & * \\ 0 & \cdots & 0 & \lambda_n \end{pmatrix}, \begin{pmatrix} \lambda_1 & * \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix},$$

où les λ_1, ..., λ_n sont des nombres réels, et où $*$ désigne un réel quelconque.

Ce que nous avons appris pour l'instant relève d'un simple jeu d'écriture. La situation change radicalement lorsqu'on réalise qu'on peut faire des opérations sur les matrices : additionner ou multiplier deux matrices entre elles et en obtenir ainsi une troisième.

Addition de matrices

Définition 2.1.2 (Addition). *Soient A et B deux matrices* **de même taille** (n, p). *Alors la somme $A+B$ est la matrice C obtenue en additionnant coefficient par coefficient. Autrement dit, le coefficient en position (i, j) de C est la somme du coefficient en position (i, j) de A et du coefficient en position (i, j) de B.*

Si $A = \begin{pmatrix} 0 & 3 \\ 1 & -2 \end{pmatrix}$, $B = \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ -1 & 5 \end{pmatrix}$ alors leur somme est $A + B = \begin{pmatrix} 0 & 3 \\ 1 & -2 \end{pmatrix} + \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ -1 & 5 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} 1 & 5 \\ 0 & 3 \end{pmatrix}$.

Pour deux matrices quelconques $A = \begin{pmatrix} a_{11} & \dots & a_{1p} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{n1} & \dots & a_{np} \end{pmatrix}$ et $B = \begin{pmatrix} b_{11} & \dots & b_{1p} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ b_{n1} & \dots & b_{np} \end{pmatrix}$ on a $A + B = \begin{pmatrix} a_{11} + b_{11} & \dots & a_{1p} + b_{1p} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ a_{n1} + b_{n1} & \dots & a_{np} + b_{np} \end{pmatrix}$, qui peut aussi s'écrire

$$[a_{ij}]_{1 \le i \le n, 1 \le j \le p} + [b_{ij}]_{1 \le i \le n, 1 \le j \le p} = [a_{ij} + b_{ij}]_{1 \le i \le n, 1 \le j \le p}.$$

Remarque 2.1.3. *On ne peut additionner deux matrices que si elles ont même taille !*

Produit de matrices

Définition 2.1.4 (Produit). *Soient $A = (a_{ij})$* **une matrice de taille** (n, p), *et $B = (b_{ij})$* **une matrice de taille** (p, q). *Alors le produit AB ("A fois B",* ***dans cet ordre !****) est la matrice $C = (c_{ij})$* **de taille** (n, q), *où*

$$c_{ij} = a_{i1}b_{1j} + a_{i2}b_{2j} + \cdots + a_{ip}b_{pj}.$$

Remarque 2.1.5. *La multiplication de deux matrices est une opération qui a un* ***un ordre !*** *Le produit BA n'est pas pas forcément défini et, s'il l'est, n'est a priori pas égal au produit AB. De plus, on ne peut multiplier deux matrices que si le nombre de colonnes de la matrice de gauche est égal au nombre de lignes de la matrice de droite.*

La formule de multiplication est compliquée, mais voici un moyen simple de calculer le produit de deux matrices

$$A = \begin{pmatrix} a_{11} & \dots & a_{1p} \\ \vdots & & \vdots \\ a_{n1} & \dots & a_{np} \end{pmatrix} \quad \text{et} \quad B = \begin{pmatrix} b_{11} & \dots & b_{1q} \\ \vdots & & \vdots \\ b_{p1} & \dots & b_{pq} \end{pmatrix}.$$

On place alors les matrices A et B et le résultat cherché C de la manière suivante :

$$\begin{array}{cc} & \begin{pmatrix} b_{11} & \dots & b_{1q} \\ \vdots & & \vdots \\ b_{p1} & \dots & b_{pq} \end{pmatrix} \\ \begin{pmatrix} a_{11} & \dots & a_{1p} \\ \vdots & & \vdots \\ a_{n1} & \dots & a_{np} \end{pmatrix} & \begin{pmatrix} c_{11} & \dots & c_{1q} \\ \vdots & & \vdots \\ c_{n1} & \dots & c_{nq} \end{pmatrix}. \end{array}$$

Cette présentation met en évidence la cohérence entre le nombre de lignes de A et C, (resp. entre le nombre de colonnes de B et C). Le coefficient c_{ij} de C est alors obtenu en multipliant tous les coefficients de A *situés sur la même ligne que lui* avec les coefficients de B *situés sur la même colonne que lui*, selon la règle suivante : **le premier coefficient sur la ligne se multiplie avec le premier coefficient sur la colonne, le deuxième avec le deuxième, etc... et on somme tous les résultats de ces multiplications pour avoir la valeur de** c_{ij}. Autrement dit,

$$\begin{array}{cc} & \begin{pmatrix} b_{11} & \dots & \boxed{b_{1j}} & \dots & b_{1q} \\ \vdots & & \vdots & & \vdots \\ b_{p1} & \dots & \boxed{b_{pj}} & \dots & n_{pq} \end{pmatrix} \\ \begin{pmatrix} a_{11} & \dots & a_{1p} \\ \vdots & & \vdots \\ \boxed{a_{i1}} & \dots & \boxed{a_{ip}} \\ \vdots & & \vdots \\ a_{n1} & \dots & a_{np} \end{pmatrix} & \begin{pmatrix} c_{11} & \dots & | & \dots & c_{1q} \\ \vdots & & \downarrow & & \vdots \\ — & \rightarrow & \boxed{c_{ij}} & & \\ \vdots & & & & \vdots \\ c_{n1} & \dots & & \dots & c_{nq} \end{pmatrix}, \end{array}$$

ce qui est exactement

$$\boxed{c_{ij}} = \boxed{a_{i1}} \times \boxed{b_{1j}} + \cdots + \boxed{a_{ip}} \times \boxed{b_{pj}}.$$

Exercice 2.1.6. *Soient les matrices* $A = \begin{pmatrix} 0 & 3 \\ 1 & -2 \end{pmatrix}$, $B = \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ -1 & 5 \end{pmatrix}$. *Calculer* AB *et* BA.

Quelques propriétés

Vous savez depuis longtemps additionner et multiplier les nombres, et vous connaissez bien les propriétés de ces opérations. Nous venons d'introduire une addition et une multiplication entre

d'autres objets : les matrices. Mise à part la commutativité du produit (qu'on a perdue !), les règles du calcul sur les nombres restent valables sur les matrices :

1. $A + B = B + A$ (Commutativité de l'addition) ;
2. $(A + B) + C = A + (B + C)$ et $(AB)C = A(BC)$ (Associativité) ;
3. $A(B + C) = AB + AC$ et $(B + C)A = BA + CA$ (Distributivité à gauche et à droite) ;
4. $AI_n = I_nA = A$ pour A matrice carrée de taille n.

2.2 Inverse d'une matrice carrée

Définition 2.2.1 (Matrice inversible)**.** *Une matice carrée (de taille n) est dite* **inversible** *s'il existe une matrice carrée B (de taille n) telle que*

$$AB = I_n \quad et \quad BA = I_n.$$

Dans ce cas B est appelée inverse de A et est notée A^{-1}.

Remarque 2.2.2. *Parler de l'inverse d'une matrice qui n'est pas carrée n'a aucun sens !*

Tout nombre x non nul admet un inverse noté x^{-1} qui n'est autre que $\frac{1}{x}$ puisque $x\frac{1}{x} = 1$...
La situation est complètement différente pour les matrices : la matrice $\begin{pmatrix} 0 & 0 \\ 1 & 1 \end{pmatrix}$ n'est pas la matrice nulle mais vous pouvez la multiplier par tout ce que vous voulez vous n'obtiendrez jamais I_2 à cause des zéros sur la première ligne... Autrement dit, cette matrice A n'est pas inversible.
Si une matrice est inversible, alors il existe un unique inverse. Par ailleurs, pour vérifier que B est un inverse de A, il suffit ([1]) de vérifier une seule des deux propriétés $AB = I_n$ ou $BA = I_n$.

Déterminant d'une matrice carrée et inversibilité

Savoir si une matrice est inversible n'est pas très difficile. On peut en effet calculer à partir de ses coefficients une quantité appelée **déterminant**, qui est non-nulle si et seulement si la matrice est inversible. On peut par exemple énoncer :

Théorème 2.2.3 (Matrice carrée de taille 2)**.** *Le déterminant de la matrice $A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}$ est le nombre $\det A = ad - bc$. La matrice A est inversible si et seulement si $\det A \neq 0$.*

Théorème 2.2.4 (Matrice carrée de taille 3)**.** *Le déterminant de la matrice $A = \begin{pmatrix} a & b & c \\ d & e & f \\ g & h & i \end{pmatrix}$ est le nombre $\det A = a(ei - fh) - d(bi - ch) + g(bf - ce)$. La matrice A est inversible si et seulement si $\det A \neq 0$.*

Nous n'en dirons pas plus, car la complexité des calculs augmente rapidement avec la taille des matrices.

Exercice 2.2.5. *On donne $A = \begin{pmatrix} 1 & -2 & 1 \\ 0 & 1 & -1 \\ -4 & 3 & 1 \end{pmatrix}$. Montrer que A n'est pas inversible.*

---

1. Connaitre le produit AB ne dit *a priori* rien sur la valeur de BA, *cf.* ce qui précède ; néanmoins, si $AB = I_n$, il se trouve que cela implique que $BA = I_n$, mais démontrer ce fait demande plus de bagage qu'il ne laisse paraitre...

Inverser une matrice inversible

Une fois qu'on sait que A est inversible (car on a calculé det A et que c'est différent de zéro), on voudrait calculer A^{-1}. Pour cela, il faut "inverser" un système LINEAIRE. Les exercices suivants ont valeur de méthode.

Exercice 2.2.6 (Méthode pour calculer un inverse)**.** *On donne* $A = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ -2 & 1 \end{pmatrix}$. *Montrer que A est inversible et calculer A^{-1}.*

Exercice 2.2.7 (Méthode pour calculer un inverse)**.** *On donne* $A = \begin{pmatrix} 1 & -2 & 1 \\ 1 & 1 & -1 \\ -4 & 3 & 1 \end{pmatrix}$. *Montrer que A est inversible et calculer A^{-1}.*

Entraînez vous en TD !..

2.3 Diagonalisation

Pourquoi diagonaliser ?

Au Chapitre 3 on va avoir besoin de calculer les puissances successives A^n ($n \in \mathbf{N}$) d'une matrice carrée A (disons de taille 2).

• Notons d'abord que pour une matrice diagonale $D = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix}$, c'est trivial car alors $D^n = \begin{pmatrix} \lambda_1^n & 0 \\ 0 & \lambda_2^n \end{pmatrix}$.

• Supposons maintenant qu'on puisse écrire

$$\boxed{A = PDP^{-1}, \quad \text{avec } D \text{ diagonale et } P \text{ inversible.}} \tag{2.1}$$

Alors

$$A^n = (PDP^{-1})(PDP^{-1}) \cdots (PDP^{-1}) = PD^nP^{-1}.$$

Comme D est diagonale, le calcul de D^n est trivial ; on multiplie alors gentiment D^n par P^{-1} à droite puis par P à gauche et on a calculé tous les A^n. On est content !

• Ainsi écrire (2.1) devient un objectif. Si une telle écriture existe alors on dit que la matrice est diagonalisable. Sinon, elle n'est pas diagonalisable...

Définition 2.3.1 (Matrice diagonalisable)**.** *Soit A une matrice carrrée de taille n. On dit que A est* **diagonalisable** *s'il existe une écriture* (2.1)*. Dans ce cas les nombres $\lambda_1, \lambda_2, ..., \lambda_n$ qui apparaissent sur la diagonale de D s'appellent les* **valeurs propres** *de la matrice A (attention, ils peuvent être nuls, et n'ont aucune raison d'être tous distincts).*

Attention, **toutes les matrices ne sont pas diagonalisables** (ce serait trop simple) !

Comment diagonaliser ?

On vient de voir une motivation pour diagonaliser une matrice (on en verra une deuxième au Chapitre 5). Maintenant, il faut apprendre à diagonaliser (quand c'est possible !).

Diagonalisation, mode d'emploi : diagonaliser une matrice A signifie trouver une matrice P inversible et une matrice diagonale D (donc les valeurs propres) telles que $A = PDP^{-1}$. Il faut donc trouver P, P^{-1} et D. La procédure ci-dessous marche toujours lorsque la matrice A est diagonalisable (et, évidemment, échoue lorsque A ne l'est pas !)

1. **Trouver les valeurs propres** : ce sont les solutions de $\det(A - \lambda I) = 0$ (équation polynômiale de degré n). En cas de racines multiples, la racine correspondante doit être répétée autant de fois que sa multiplicité ; ceci fournit donc une liste de n valeurs propres $(\lambda_1, \dots, \lambda_n)$;
2. **Calculer une base de vecteurs propres** : pour chaque $i = 1, \dots, n$, trouver un vecteur X_i non-nul tel que $AX_i = \lambda_i X_i$ (vecteur propre pour la valeur propre λ_i),de telle sorte que, en juxtaposant les vecteurs $X_1, \dots, X_n$, on obtient une matrice P inversible (et P^{-1} par inversion).
3. **Conclusion** : un succès aux deux étapes précédentes assure que la matrice A est diagonalisable. La matrice diagonale D a pour coefficients diagonaux $(\lambda_1, \dots, \lambda_n)$, *rangés dans le même ordre que les vecteurs propres $(X_1, \dots, X_n)$ formant les colonnes de P.*

Attention, **beaucoup de choses fines sont cachées ici !** Si on veut tout dire et tout expliquer, on a besoin de beaucoup plus d'heures... Néanmoins les deux exemples suivants sont très éclairants. Si vous savez diagonaliser $A = \begin{pmatrix} 2 & 0 \\ -1 & 1 \end{pmatrix}$ et si vous comprenez pourquoi $B = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}$ n'est pas diagonalisable, alors vous avez fait un grand pas !

2.4 Exercices

Exercice 2.4.1 (Opérations sur les matrices)**.** *Dans chacun des cas suivant, calculer la matrice $A + B$ (si cette somme est possible) et les matrices AB et BA (si ces produits sont possibles).*

1. $A = \begin{pmatrix} 1 & 4 \\ 3 & 2 \end{pmatrix}$ *et* $B = \begin{pmatrix} 0 \\ -1 \end{pmatrix}$.
2. $A = \begin{pmatrix} 1 & i & 1 \end{pmatrix}$ *et* $B = \begin{pmatrix} -1 & 0 \end{pmatrix}$.
3. $A = \begin{pmatrix} 1 & 1 & 1-i \end{pmatrix}$ *et* $B = \begin{pmatrix} -1 \\ 0 \\ 1+i \end{pmatrix}$.
4. $A = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ -1 & 2 \end{pmatrix}$ *et* $B = \begin{pmatrix} 3 & 0 \\ 0 & 3 \end{pmatrix}$.
5. $A = \begin{pmatrix} 1 & 4 \\ 3 & 2 \end{pmatrix}$ *et* $B = \begin{pmatrix} 0 & 2 \\ -1 & 1 \end{pmatrix}$.
6. $A = \begin{pmatrix} 1 & a \\ 3 & -1 \end{pmatrix}$ *et* $B = \begin{pmatrix} b & 2 \\ 1 & -b \end{pmatrix}$.
7. $A = \begin{pmatrix} 1 & 4 & -1 \\ 3 & 2 & 6 \end{pmatrix}$ *et* $B = \begin{pmatrix} 0 & 2 \\ -1 & 2 \\ 1 & 1 \end{pmatrix}$.
8. $A = \begin{pmatrix} 1 & 2 & 3 \\ 4 & 8 & -6 \\ 1 & 0 & -1 \end{pmatrix}$ *et* $B = \begin{pmatrix} 0 & 3 & -1 \\ -1 & 2 & 4 \\ 0 & 1 & 0 \end{pmatrix}$.

9. $A = \begin{pmatrix} 1 & 4 & -1 \\ 3 & 2 & 6 \\ 0 & 0 & 0 \end{pmatrix}$ *et* $B = \begin{pmatrix} 0 & 2 & -2 \\ -1 & 2 & 1 \\ 1 & 1 & 1 \end{pmatrix}$.

10. $A = \begin{pmatrix} 0 & -2 & -a \\ 1 & 2 & 3 \\ 0 & b & -1 \end{pmatrix}$ *et* $B = \begin{pmatrix} 0 & a & -2 \\ -1 & 2 & b \\ -1 & 0 & 3 \end{pmatrix}$.

Exercice 2.4.2 (Produit avec la matrice identité). *Soit Z une matrice à n lignes et p colonnes. On note I_n et I_p les matrices identités de tailles respectives (n, n) et (p, p). Que valent $I_n Z$ et $Z I_p$?*

Exercice 2.4.3 (Puissance d'une matrice diagonale). *Une matrice carrée est diagonale si les coefficients en dehors de la diagonale sont nuls. Calculer les puissances d'une matrice diagonale.*

Exercice 2.4.4 (Puissance d'une matrice diagonalisable). *On se donne les matrices suivantes :*

$$A = \begin{pmatrix} 0 & 2 & 2 \\ -1 & 3 & -1 \\ 3 & -3 & 1 \end{pmatrix}$$

$$P = \begin{pmatrix} 1 & -1 & 0 \\ 1 & 0 & 1 \\ 0 & 1 & -1 \end{pmatrix}$$

$$P^{-1} = \begin{pmatrix} 1/2 & 1/2 & 1/2 \\ -1/2 & 1/2 & 1/2 \\ -1/2 & 1/2 & -1/2 \end{pmatrix}$$

Calculer les produits PP^{-1}, $P^{-1}P$, $P^{-1}AP$. En déduire le calcul de A^n.

Exercice 2.4.5 (Inversibilité). *Les matrices suivantes sont-elles inversibles ?*

1. $$\begin{pmatrix} 4 & 2 & 1 \\ 0 & 6 & 5 \\ 0 & 8 & -2 \end{pmatrix};$$

2. $$\begin{pmatrix} 2 & -2 & 0 \\ 1 & -3 & 1 \\ 2 & 0 & -1 \end{pmatrix}.$$

Exercice 2.4.6 (Calcul de l'inverse). *Vérifier que les matrices suivantes sont inversibles, puis calculer leur inverse.*

1. $$\begin{pmatrix} 2 & 1 \\ 1 & 1 \end{pmatrix}$$

2. $$\begin{pmatrix} -2 & 1 \\ 2 & -2 \end{pmatrix}$$

Exercice 2.4.7 (Calcul de l'inverse). *Montrer que les matrices suivantes sont inversibles et calculer leur inverse.*

1.
$$\begin{pmatrix} 2 & 0 & 0 \\ 0 & -1 & 0 \\ 0 & 0 & 3 \end{pmatrix}$$

2.
$$\begin{pmatrix} 2 & -1 & 1 \\ 0 & -1 & 1 \\ 0 & 0 & -1 \end{pmatrix}$$

3.
$$\begin{pmatrix} 1 & -1 & 0 \\ 1 & 0 & 1 \\ 0 & 1 & -1 \end{pmatrix}$$

Exercice 2.4.8 (Diagonalisation)**.** *On considère la matrice suivante*

$$A = \begin{pmatrix} 5 & -6 \\ 3 & -4 \end{pmatrix}.$$

1. *Montrer que A admet deux valeurs propres qui sont* 2 *et* -1.
2. *Diagonaliser A.*
3. *En déduire le calcul des puissances de A.*

Exercice 2.4.9 (Diagonalisation)**.** *On considère la matrice suivante*

$$A = \begin{pmatrix} -1 & 4 \\ -2 & 5 \end{pmatrix}.$$

1. *Montrer que A admet deux valeurs propres qui sont* 3 *et* 1.
2. *Diagonaliser A.*
3. *En déduire le calcul des puissances de A.*

Exercice 2.4.10 (Trigonalisation)**.** *On considère la matrice suivante*

$$A = \begin{pmatrix} 3 & 2 \\ -2 & -1 \end{pmatrix}.$$

1. *Montrer que A admet une valeur propre "double" qui est* 1.
2. *Chercher tous les vecteurs propres associés à la valeur propre* 1 *; en déduire que A n'est pas diagonalisable.*
3. *Soit P la matrice suivante :*
$$P = \begin{pmatrix} -2 & 1 \\ 2 & -2 \end{pmatrix}.$$
Vérifier que P est inversible et que $P^{-1}AP$ est une matrice triangulaire supérieure égale à
$$T = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}.$$
4. *Montrer que*
$$T^n = \begin{pmatrix} 1 & n \\ 0 & 1 \end{pmatrix}.$$
5. *En déduire le calcul des puissances de A.*

Chapitre 3

Plusieurs populations (matrices)

Dans le Chapitre 1, pour étudier une population on devait étudier une suite récurrente. On va ici s'intéresser à plusieurs populations (ou une population divisée en sous groupes) qui interagissent. On va donc se retrouver avec des suites récurrentes couplées qu'on va pouvoir écrire sous forme matricielle. Si la matrice est diagonalisable alors on pourra "découpler" le système et tout calculer ! On va expliquer ça sur les matrices de Leslie puis faire des exercices.

Remarque 3.0.11. *On a vu au Chapitre 1 que, pour une seule suite récurrente, le caractère NON LINEAIRE peut déjà apporter du chaos. Aussi, pour simplifier, on étudie uniquement ici des modèles LINEAIRES (d'où l'utilisation des matrices).*

3.1 Matrice de Leslie

On considère une population structurée en classes d'âge de longueurs toutes égales. Cette longueur est également utilisée pour mesurer le temps de manière discrète. Par exemple, on divise des animaux en 3 sous-groupes : ceux ayant $0-10$ ans (taille mesurée par une suite (x_n)), $10-20$ ans (taille mesurée par une suite (y_n)), $20-30$ ans (taille mesurée par une suite (z_n)). Disons que la condition initiale (c.a.d. la donnée de x_0, y_0 et z_0) correspond à l'année 2000. Alors x_n est la taille du sous-groupe des $0-10$ ans en $2000+10n$ etc... Le point essentiel c'est que toute l'information sur la population est contenue dans le vecteur (c.a.d. une matrice de taille $(3,1)$) :

$$X_n = \begin{pmatrix} x_n \\ y_n \\ z_n \end{pmatrix} \quad \boxed{\text{le vecteur population}}.$$

Chez ces animaux, on suppose que le groupe 1 est trop jeune pour se reproduire, que le groupe 2 se reproduit avec un taux de fécondité égal à 1, que le groupe 3 se reproduit avec un taux de fécondité égal à 5. On suppose que la probabilité qu'un individu du groupe 1 survive jusqu'au groupe 2 est 0,2 et que la probabilité qu'un individu du groupe 2 survive jusqu'au groupe 3 est 0,5. On peut alors faire un schéma de cycle de vie et écrire le système LINEAIRE :

$$\begin{cases} x_{n+1} = y_n + 5z_n \\ y_{n+1} = 0,2x_n \\ z_{n+1} = 0,5y_n, \end{cases}$$

qu'on réécrit sous la forme matricielle

$$X_{n+1} = AX_n, \quad A = \begin{pmatrix} 0 & 1 & 5 \\ 0,2 & 0 & 0 \\ 0 & 0,5 & 0 \end{pmatrix} \tag{3.1}$$

La matrice A est la **matrice de Leslie** du système. La récurence (3.1) est l'équivalent "plusieurs populations" de la suite géométrique pour une population de la sous-section 1.1. La matrice A joue le rôle de la raison et on a :

$$\boxed{X_n = A^n X_0.}$$

Ainsi si on sait calculer les puissances de A alors on sait calculer le vecteur X_n pour tous les n, et ainsi accéder à la taille des sous-groupes pour chaque n. Sait on calculer A^n ? Oui si, par exemple, A est diagonalisable. C'était la raison d'être du Chapitre 2 ! Evidemment il reste du travail (cf les exercices ci-dessous) mais on comprend qu'on a les bons outils et que, moyennant de la rigueur et un peu de temps, on pourra se débrouiller !...

3.2 Exercices

Exercice 3.2.1 (Modèle matriciel de taille 2). *On considère la population d'un pays, divisée en une population rurale et en une population urbaine. On note R_n et U_n les populations rurales et urbaines à l'année n, a le taux d'exode rural annuel et b le taux d'exode urbain (supposés constants). Montrer que cette situation conduit aux équations $R_{n+1} = (1-a)R_n + bU_n$ et $U_{n+1} = aR_n + (1-b)U_n$. Ecrire ces équations sous forme matricielle. Diagonaliser la matrice obtenue en prenant $a = 0,2\,an^{-1}$, $b = 0,1\,an^{-1}$. Calculer R_n et U_n pour tous les n et en déduire leur comportement en grand temps.*

Exercice 3.2.2 (Modèle matriciel de taille 2). *On veut étudier une population de chauve-souris. On s'intéresse uniquement aux nombres de femelles. Une étude antérieure sur un échantillon de 9 individus femelles a permis de vérifier que ces 9 chauve-souris donnaient naissance à 12 chauve-souris (dont 6 femelles) et qu'une seule (sur 9) survivait la première année. A partir de la deuxième année, les chauve-souris sont plus prolifiques : chacune donne naissance à deux chauve-souris par an (en moyenne 1 male et 1 femelle). On a enfin constaté que sur 3 individus agés d'un an et plus, deux seront vivants un an plus tard.*

1. *En utilisant les hypothèses ci-dessus, modéliser l'évolution des effectifs entre l'année n et l'année $n+1$.*
2. *Vérifier que la matrice qui encode cete évolution est la suivante :*

$$A = \begin{pmatrix} 2/3 & 1 \\ 1/9 & 2/3 \end{pmatrix}.$$

3. *Trouver les valeurs propres de cette matrice. Calculer les vecteurs propres associés à chacune de ces valeurs propres.*
4. *A est elle diagonaliser ? Si oui diagonaliser la.*
5. *En déduire l'évolution de la population en fonction du nombre d'années écoulées et des populations initiales à l'instant initial.*
6. *Que se passe t il en temps grand ?*

Exercice 3.2.3 (Modèle matriciel de taille 2, d'après "Mathématiques et statistiques pour les sciences de la nature", G. Biau, J. Droniou, M. Herzlich). *On considère une population d'animaux sauvages divisée en deux classes d'âge, (les jeunes et les adultes), et l'on appelle $e_i(n)$ $i = 1, 2$ les effectifs dans la i-ième classe d'âge au temps n, f_i et m_i le taux de natalité et de mortalité des individus de la classe i, et enfin p_1 la proportion d'individus passant de la classe 1 à la classe 2.*

1. *Ecrire la matrice A telle que : $E(n+1) = AE(n)$ où $E(n)$ est le vecteur :* $\begin{pmatrix} e_1(n) \\ e_2(n) \end{pmatrix}$.
   En déduire que $E(n) = A^n E(0)$.
2. *On prend ici $f_1 = 0$, $p_1 = 1/2$, $m_1 = 1/4$, $f_2 = 2$ et $m_2 = 3/4$. On admet que les valeurs propres sont $5/4$ et $-3/4$. Diagonaliser la matrice A et en déduire $E(n)$ en fonction de n et des conditions initiales $e_1(0), e_2(0)$.*
3. *Montrer qu'avec les choix précédents des constantes $f_1, p_1, \ldots$, et pour tout valeur initiale $P(0)$ non nulle, lorsque t tend vers l'infini, le rapport $e_1(t)/e_2(t)$ tend vers une limite égale à $a/a+b$, où a, b sont les coefficients du vecteur propre correspondant à la valeur propre $5/4$.*

Exercice 3.2.4 (Modèle matriciel de taille 3)**.** *On veut étudier l'évolution d'une population d'insectes que l'on suppose structurée en trois classes d'âge : les larves, les adultes et les insectes âgés. L'unité de temps choisie est la semaine et on note x_n, y_n et z_n l'effectif des larves, des adultes et des individus âgés en début de semaine n.*

1. *La matrice qui modélise l'évolution de la population entre la semaine n et la semaine $n+1$ est la suivante :*
$$A = \begin{pmatrix} 1/2 & 9/4 & 0 \\ 1/4 & 1/2 & 0 \\ 0 & 1/4 & 1/4 \end{pmatrix}.$$
   En une ou deux phrases, faire des hypothèses sur l'évolution des populations qui pourraient conduire à cette matrice.
2. *Trouver les valeurs propres de cette matrice. Calculer les vecteurs propres associés à chacune de ces valeurs propres.*
3. *A est elle diagonaliser ? Si oui diagonaliser la.*
4. *En déduire une expression explicite de x_n, y_n, z_n en fonction des conditions initiales x_0, y_0, z_0.*
5. *On note $p_n = x_n + y_n + z_n$ la population totale. Montrer que :*
$$\lim_{n\to+\infty} \frac{x_n}{p_n} = \frac{12}{17}.$$

Exercice 3.2.5 (Modèle matriciel de taille 2, puis 3)**.** *Le Cincle plongeur est un passereau des ruisseaux de montagne. Ses caractéristiques démographiques sont les suivantes : les oiseaux sont adultes au bout d'un an, le sex-ratio est équilibré à la naissance, chaque année les femelles de plus d'un an pondent en moyenne un oeuf, le taux de survie entre 0 et 1 an est de $0,5$, et il est de $0,4$ au-delà d'un an. Modéliser l'évolution démographique du cincle plongeur. Trouver les valeurs propres de la matrice. En déduire le devenir de la population.*

Des observations plus élaborées conduisent en fait à distinguer les oiseaux dont l'âge est compris entre 1 et 2 ans de ceux de plus de 2 ans. On constate alors que 20% des femelles entre 1 et 2 ans et 60% des femelles au-delà de 2 ans se reproduisent, et qu'elles pondent en moyenne 4 oeufs par an, indépendamment de leur âge. Enfin, le taux de survie des plus de 2 ans est en fait estimée à $0,6$ (celui des 1-2 ans restant estimé à $0,4$). Comment le modèle ci-dessus est-il modifié ? Déterminer le devenir de la population.

Exercice 3.2.6 (Discussion sur un modèle avec "ennemi")**.** *Lorsqu'on place dans une même cage les mouches* Drosophila melanogaster *et* Drosophila simulans, D. simulans *est systématiquement éliminée par* D. melanogaster, *à une vitesse ne dépendant que du nombre de* D. melanogaster *présentes. Proposer une loi régissant l'évolution des deux populations (on*

supposera que la démographie naturelle des deux espèces isolées est la même). Montrer que nécessairement D. simulans *disparait au bout d'un certain temps.*

On introduit ensuite un parasite du genre Leptopilina *qui s'attaque à* D. melanogaster*. Montrer qu'il est alors possible que les deux espèces coexistent.*

Deuxième partie

MODELES CONTINUS

Chapitre 4

Une population (EDO)

On va reprendre le cheminement du Chapitre 1 mais, cette fois, le temps est mesuré de manière continue par un réel $t \geq 0$. Au temps t on note $p(t)$ la taille de la population. L'équivalent continu de (1.1) est obtenu comme suit. On suppose que, entre le temps t et le temps $t + dt$, l'accroissement de la population est proportionnel au temps écoulé dt et à $f(p(t))$, où f est une fonction de croissance. On a donc

$$p(t + dt) = p(t) + f(p(t))dt,$$

soit

$$\frac{p(t + dt) - p(t)}{dt} = f(p(t)).$$

En faisant $dt \to 0$, on obtient l'équation différentielle ordinaire (EDO)

$$p'(t) = f(p(t)). \tag{4.1}$$

En adjoignant une condition initiale, on obtient la version continue de (1.2) :

$$\begin{cases} p(0) > 0 \text{ donné} \\ p'(t) = f(p(t)), \end{cases} \tag{4.2}$$

qu'on appelle problème de Cauchy (=1 EDO +1 condition intiale).
Pour comprendre le devenir de la population, nous allons chercher à comprendre le comportement de $p(t)$ quand $t \to +\infty$ (si $p(t)$ n'explose pas avant...cf exercice 4.4.1). Evidemment le comportement va fortement dépendre de la fonction de croissance f choisie et, parfois, de la condition initiale. Encore une fois, les zéros de f jouent un rôle important.

Définition 4.0.7 (Equilibre)**.** *Les* **équilibres** *de l'équation différentielle $p' = f(p)$ sont les zéros f, c.a.d. les solutions l de $f(l) = 0$.*

Les équilibres sont des candidats naturels pour décrire le comportement de $p(t)$ quand $t \to +\infty$.

Théorème 4.0.8 (Les équilibres sont des frontières)**.** *Si une solution touche un équilibre l à un temps alors $p(t) = l$ pour tous les temps ! Dit autrement la solution d'un problème de Cauchy ne partant pas d'un équilibre ne peut jamais toucher un équilibre.*

Théorème 4.0.9 (Stabilité, instabilité)**.** *Soit l un équilibre.*
• *si $f'(l) > 0$ alors l'équilibre l est INSTABLE : si la condition initiale est proche de l alors la solution est chassée.*
• *si $f'(l) < 0$ alors l'équilibre l est STABLE : si la condition initiale est proche de l alors la solution est attirée par l (et elle tend vers l en temps grand).*

Nous allons reprendre les 3 grands types de fonction de croissance étudiées au Chapitre 1.

4.1 Croissance LINEAIRE

La fonction de croissance la plus simple est donnée par

$$\boxed{f(p) = rp}$$

où r est une constante. On a donc le problème de Cauchy LINEAIRE

$$\begin{cases} p(0) = p_0 > 0 \text{ donné} \\ p'(t) = rp(t). \end{cases}$$

Théorème 4.1.1 (Modèle LINEAIRE continu)**.** *La solution du problème de Cauchy est*

$$p(t) = p_0 e^{rt}$$

- *Si $r > 0$ on a $p(t) \to +\infty$ quand $t \to +\infty$, soit EXPLOSION.*
- *Si $r < 0$ on a $p(t) \to 0$ quand $t \to +\infty$, soit EXTINCTION.*

4.2 Croissance NON LINEAIRE

4.2.1 Croissance logistique

Pour modéliser la compétition intraspécifique (i.e. au sein de la même population), on prend

$$\boxed{f(p) = rp(1 - p)}$$

où $r > 0$, et on considère le problème de Cauchy NON LINEAIRE

$$\begin{cases} p(0) = p_0 > 0 \text{ donné} \\ p'(t) = rp(t)(1 - p(t)). \end{cases}$$

Dans ce cas logistique, les équilibres sont 0 (INSTABLE) et 1 (STABLE). Les équilibres étant des frontières, on a
-si $0 < p_0 < 1$ alors $0 < p(t) < 1$ pour tout $t \geq 0$
-si $1 < p_0$ alors $1 < p(t)$ pour tout $t \geq 0$.
Ensuite, un petit raisonnement qualitatif montre que $p(t) \to 1$ quand $t \to +\infty$. Ceci dit, dans ce cas on peut tout calculer sans trop d'efforts. Alors faisons le !

Théorème 4.2.1 (Modèle logistique continu)**.** *La solution du problème de Cauchy est*

$$p(t) = \frac{p_0 e^{rt}}{1 - p_0 + p_0 e^{rt}}.$$

Quand $t \to +\infty$, on a $p(t) \to 1$, soit SURVIE AVEC SATURATION.

Remarque 4.2.2. *Souvenez vous que le modèle logistique discret était beaucoup plus complexe (possibilité de chaos...), c'est pourquoi le mathématicien peut préférer les modèles continus...*

4.2.2 Croissance bistable ou avec soeuil : effet Allee

Pour modéliser un effet Allee fort, on prend

$$\boxed{f(p) = rp(p-\theta)(1-p)}$$

où $0 < \theta < 1$, $r > 0$, et on considère le problème de Cauchy NON LINEAIRE

$$\begin{cases} p(0) = p_0 \text{ nombre strictement positif donné} \\ p'(t) = rp(t)(p(t)-\theta)(1-p(t)). \end{cases}$$

On peut, ici aussi, intégrer l'équation et arriver à une relation implicite pas si facile à expliciter. Aussi nous allons plutôt faire un raisonnement qualitatif. Les équilibres sont 0 (STABLE), θ (INSTABLE) et 1 (STABLE), et donc
-si $0 < p_0 < \theta$ alors $0 < p(t) < \theta$ pour tout $t \geq 0$
-si $\theta < p_0 < 1$ alors $\theta < p(t) < 1$ pour tout $t \geq 0$.
Ensuite on voit que, comme annoncé, θ représente un seuil au sens où la position de la condition initiale par rapport à θ détermine le devenir de la population.

Théorème 4.2.3 (Modèle bistable continu). *Si la taille initiale est trop petite, la population va s'éteindre. Plus précisément :*
- *Si $0 < p_0 < \theta$ alors $p(t) \to 0$ quand $t \to +\infty$, soit EXTINCTION.*
- *Si $\theta < p_0 < 1$ alors $p(t) \to 1$ quand $t \to +\infty$, soit SURVIE AVEC SATURATION.*

4.3 EDO LINEAIRE d'ordre 1

Les exemples ci-dessus et certains exercices sont trompeurs : en général, quand on rencontre une EDO NON LINEAIRE (dans la nature, la rue, la forêt, la mer...) on ne sait pas la résoudre, c'est pourquoi on fait des raisonnements qualitatifs...
La situation est différente pour les EDO LINEAIRES pour lesquelles on "sait tout faire"... Cette section donne la technique pour résoudre les EDO LINEAIRES du premier ordre.

Une EDO LINEAIRE d'ordre 1 s'écrit

$$(E): \; n' = a(t)n + b(t),$$

où $t \mapsto a(t)$ et $t \mapsto b(t)$ sont des fonctions données et où on cherche les solutions $t \mapsto n(t)$.

Résolution de (E), mode d'emploi :

1. **Résoudre l'équation homogène** (H) obtenue "en enlevant le terme source $b(t)$", c.a.d.

$$(H): \; n' = a(t)n.$$

   Les sol. de (H) sont $t \mapsto Ce^{A(t)}$ où A est une PRIMITIVE de a, C une constante "libre".
2. **Trouver une solution particulière de l'équation** (E)**.** Dans la plupart des cas qu'on va rencontrer on peut en "deviner" une ou presque...
3. **Les sol. de (E)=les sol. de (H)+ la sol. particulière de** (E) **trouvée.**

Ainsi les solutions de (E) sont du type

$$\boxed{t \mapsto Ce^{A(t)} + z(t)} \text{ où } \boxed{C \text{ constante libre, } A \text{ une primitive de } a,\ z \text{ une solution de } (E).}$$

Il y en a une infinité (car C est libre !).

Remarque 4.3.1. *Pour le point 2., si on ne "devine" pas alors il existe une méthode infaillible, appelée variation de la constante. On cherche une solution particulière de (E) sous la forme $z(t) = C(t)e^{A(t)}$ (on fait "varier" la constante C du point 1.). On injecte dans (E) et on voit que z est solution particulière à condition que $C'(t) = b(t)e^{-A(t)}$. En prenant une primitive du membre de droite, on trouve $C(t)$ et donc on a une solution particulière $z(t) = C(t)e^{A(t)}$ de (E).*

Résolution du problème de Cauchy associé à (E), mode d'emploi : parmi l'infinité des solutions de (E), la condition initiale vient "fixer" la constante C, sélectionnant ainsi une unique solution.

Exercice 4.3.2 (Mise en pratique du mode d'emploi). *Résoudre les problèmes de Cauchy suivants.*

1. $n' = 2n + 1$, $n(0) = \frac{1}{2}$.
2. $n' = n + t$, $n(0) = 0$.
3. $n' = tn - t$, $n(0) = 2$.
4. $n' = (1 + t)n - 2t - t^2$, $n(0) = 2$.
5. $n' = e^t n + e^t$, $n(0) = e - 1$.

4.4 Exercices

Exercice 4.4.1 (Explosion en temps fini). *La solution d'un problème de Cauchy n'est pas toujours défini pour tous les temps : elle peut exploser en temps fini. Ainsi, résolvez*

$$p'(t) = (p(t))^2,$$

avec la condition initiale $p(0) = 1$.

Exercice 4.4.2 (Modèles de pêche). *On considère deux modèles de pêche pour une population de poissons, mesurée par $n(t)$ pour $t \geq 0$. On suppose que la population initiale est $n(0) = 0,2$.*

1. *Pêche tenant compte de la population :*

$$n'(t) = n(t)(1 - n(t)) - 0,1n(t).$$

   Expliquer l'équation. Quels sont les équilibres ? En remarquant que

$$n'(t) = n(t)(0,9 - n(t)),$$

   déterminer le comportement de $n(t)$ quand $t \to +\infty$.

2. *Pêche avec quota :*

$$n'(t) = n(t)(1 - n(t)) - 0,1.$$

   Expliquer l'équation. Montrer que les équilibres sont $\alpha \approx 0,11$ et $1-\alpha \approx 0,89$. On pose $p(t) = n(t) - \alpha$. Montrer que

$$\begin{cases} p(0) = 0,2 - \alpha \approx 0,09 \\ p'(t) = p(t)(1 - 2\alpha - p(t)). \end{cases}$$

   En déduire le comportement de $p(t)$ puis celui de $n(t)$ quand $t \to +\infty$.

Exercice 4.4.3 (Compétition périodique)**.** *On considère une population (mesurée par $n(t)$ pour $t \geq 0$) soumise où la compétition intra spécifique qui varie avec le temps :*

$$n'(t) = n(t)[1 - (2 + \cos t)n(t)].$$

On suppose que la population initiale est $n(0) = 1/2$. Dans le modèle logistique "standard" (obtenu "en enlevant $\cos t$") on a alors $n(t) = 1/2$ pour tous les temps. Ici la situation va être différente...

1. *Tracer le graphe de $t \mapsto 2 + \cos t$. Expliquer l'équation.*
2. *On pose $p(t) = \frac{1}{n(t)}$. Montrer qu'on a l'équation différentielle*

$$p'(t) = -p(t) + 2 + \cos t.$$

   Quel est l'avantage de cette EDO par rapport à celle vérifiée par $n(t)$? La résoudre (vérifier que $t \mapsto 2 + \frac{1}{2}(\cos t + \sin t)$ est une solution particulière).
3. *En déduire $n(t)$. Que se passe t il quand $t \to +\infty$.*

Exercice 4.4.4 (Tracer f, ça aide !)**.** *Discuter du comportement en temps grand de la solution de*

$$\begin{cases} n'(t) = f(n(t)) \\ 0 < n(0) < 1 \text{ donné.} \end{cases}$$

dans le cas où $f(x) = x(x - \frac{1}{2})(x - 1)$ puis dans le cas où $f(x) = x(x - \frac{1}{3})(x - \frac{2}{3})(x - 1)$.

Exercice 4.4.5 (Compétition "puissance")**.** *On considère une population (mesurée par $n(t)$ pour $t \geq 0$) décrite par l'équation*

$$n'(t) = n(t)(1 - (n(t))^\alpha).$$

On suppose que $0 < n(0) < 1$.

1. *Montrer que $0 < n(t) < 1$ pour tous les temps $t \geq 0$.*
2. *Quel est le comportement de $n(t)$ quand $t \to +\infty$.*
3. *Quel modèle retrouve t on pour $\alpha = 1$? et pour $\alpha \to +\infty$?*

Exercice 4.4.6 (Compétition Gompertz)**.** *On considère le modèle de croissance de Gompertz :*

$$n'(t) = -n(t)\ln(n(t)).$$

Quels sont les équilibres ? On pose $p(t) = \ln(n(t))$. Déterminer l'EDO vérifiée par $p(t)$. La résoudre. En déduire $n(t)$. Quel est le comportement de $n(t)$ quand $t \to +\infty$.

Chapitre 5

Plusieurs populations (systèmes d'EDO)

Dans le Chapitre 4, pour étudier une population on devait étudier une EDO. On va ici s'intéresser à plusieurs populations (ou une population divisée en sous groupes) qui interagissent. On va donc se retrouver avec des EDO couplées, soit un système d'EDO. S'il est NON LINEAIRE, alors c'est difficile mais on essaie quand même de dire des choses (cf Section 5.3). S'il est LINEAIRE, alors on va pouvoir l'écrire sous forme matricielle (cf Section 5.2) qu'on pourra "découpler" si la matrice est diagonalisable (tiens, tiens, ça sert encore...). Et comme on sait résoudre une EDO LINEAIRE (cf Section 4.3) on sera content ! Avant de mettre cela en place, présentons 3 modèles NON LINEAIRES célèbres.

5.1 Trois exemples classiques

On considère deux populations mesurées par $x(t)$ et $y(t)$ pour $t \geq 0$. On va écrire trois systèmes différentiels NON LINEAIRES pour trois situations différentes.

Proie-prédateur

Ici $x(t)$ est une proie (des lièvres par ex.) et $y(t)$ son prédateur (des lynx par ex.). On peut modéliser cela par le système de Lotka-Volterra (normalisé) :

$$\begin{cases} x' = x - xy \\ y' = -ry + rxy \end{cases} \qquad \boxed{\text{PROIE-PREDATEUR}}$$

où $r > 0$ est une constante. En l'absence de prédateurs, les proies croissent linéairement ; le terme NON LINEAIRE $-xy$ représente la prédation (négative pour les proies !). En l'absence de proies, les prédateurs décroissent linéairement ; le terme NON LINEAIRE $+rxy$ représente la prédation (positive pour les prédateurs !).

Compétition

Ici $x(t)$ et $y(t)$ sont deux populations (homme de Néandertal contre Homo sapiens ; écureuils invasifs contre écureuils indigènes...) et en compétition pour les ressources (la nourriture...). On peut modéliser cela par le système (normalisé) :

$$\begin{cases} x' = x(1 - x - \alpha y) \\ y' = ry(1 - y - \beta x) \end{cases} \qquad \boxed{\text{COMPETITION}}$$

où $\alpha > 0$, $r > 0$ et $\beta > 0$ sont des constantes. En l'absence de l'autre population, chaque population croît de manière logistique (termes $x(1-x)$ et $ry(1-y)$). De plus, par compétition, $x(t)$ "freine" $y(t)$ (terme $-\beta x$ dans la parenthèse) et $y(t)$ "freine" $x(t)$ (terme $-\alpha y$ dans la parenthèse). La question est "quelqu'un gagne t il la compétition ? si oui qui ?"...

Symbiose, mutualisme

Ici $x(t)$ et $y(t)$ sont deux populations qui s'entraident (termites et microorganismes digérant la cellulose, crocodiles et pluvians du Nil...). On peut modéliser cela par le système (normalisé) :

$$\begin{cases} x' = x(1 - x + \alpha y) \\ y' = ry(1 - y + \beta x) \end{cases} \quad \boxed{\text{SYMBIOSE, MUTUALISME}}$$

où $\alpha > 0$, $r > 0$ et $\beta > 0$ sont des constantes. En l'absence de l'autre population, chaque population croît de manière logistique (termes $x(1-x)$ et $ry(1-y)$). De plus, par symbiose, $x(t)$ "aide" $y(t)$ (terme $+\beta x$ dans la parenthèse) et $y(t)$ "aide" $x(t)$ (terme $+\alpha y$ dans la parenthèse).

5.2 Systèmes différentiels LINEAIRES

Les exemples ci-dessus sont NON LINEAIRES. Dans ce cas, on ne sait (en général) pas calculer les solutions. En revanche, ce qu'on sait bien faire ce sont les systèmes différentiels LINEAIRES. Cette section donne la technique pour résoudre les systèmes LINEAIRES d'EDO (de taille 2 pour simplifier) du premier ordre à coefficients constants.

Une <u>système LINEAIRE d'EDO d'ordre 1 à coefficients constants</u> s'écrit

$$\begin{cases} x' = ax + by + b_1(t) \\ y' = cx + dy + b_2(t), \end{cases}$$

où a, b, c, d sont des constantes et $t \mapsto b_1(t)$ et $t \mapsto b_2(t)$ deux fonctions données, et où on cherche les solutions $t \mapsto x(t)$ et $t \mapsto y(t)$. Son écriture matricielle est

$$(S) : \; X' = AX + B(t), \quad A = \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix}, \quad B(t) = \begin{pmatrix} b_1(t) \\ b_2(t) \end{pmatrix}$$

où l'inconnue est le vecteur $X = X(t) = \begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix}$. Cela commence furieusement à ressembler à la section 4.3... Eh bien la méthode est la même !

Résolution de (S), mode d'emploi :

1. **Résoudre le système homogène** (H) obtenue "en enlevant le terme source $B(t)$", c.a.d.

$$(H) : \; X' = AX.$$

2. **Trouver une solution particulière du système** (S)**.** Dans la plupart des cas qu'on va rencontrer on peut en "deviner" une ou presque...
3. **Les sol. de (S)=les sol. de (H)+ la sol. particulière de** (E) **trouvée.**

Tout cela est bien joli mais il faut maintenant savoir faire le point 1., c.a.d. résoudre le système différentiel $X' = AX$.

• Notons d'abord que pour une matrice diagonale $D = \begin{pmatrix} \lambda_1 & 0 \\ 0 & \lambda_2 \end{pmatrix}$, c'est trivial car le système $X' = DX$ est constituée de deux équations non couplées :

$$\begin{cases} x' = \lambda_1 x \\ y' = \lambda_2 y, \end{cases}$$

qu'on résout en

$$X = X(t) = \begin{pmatrix} x(t) = C_1 e^{\lambda_1 t} \\ y(t) = C_2 e^{\lambda_2 t} \end{pmatrix}, \qquad \text{avec } C_1,\ C_2 \text{ deux constantes libres.}$$

• Supposons maintenant que A est diagonalisable, c.a.d. qu'on peut écrire

$$\boxed{A = PDP^{-1}, \quad \text{avec } D \text{ diagonale et } P \text{ inversible.}}$$

Alors

$$X' = AX \Leftrightarrow X' = PDP^{-1}X \Leftrightarrow P^{-1}X = DP^{-1}X \Leftrightarrow Y' = DY \text{ avec } Y = P^{-1}X.$$

Comme D est diagonale, résoudre $Y' = DY$ est de la rigolade (cf ci dessus) et on revient au “vrai vecteur inconnu” en faisant $X = PY$. On est content ! (Remarquez que le calcul explicite de P^{-1} est inutile !)

• Si A n'est pas diagonalisable alors c'est plus pénible mais on peut encore s'en sortir en trigonalisant... Voir l'exercice 5.4.4

L'exercice suivant a valeur de méthode.

Exercice 5.2.1. *(Système diagonalisable sur* $\mathbf{R}$*) Résoudre*

$$\begin{cases} x' = 2x + 3y + 1 \\ y' = -x - 2y. \end{cases}$$

Remarque 5.2.2. *(Besoin de passer dans l'ensemble des complexes...) Il arrive que les valeurs propres soient complexes... Prenons un exemple pour voir comment on s'en sort. On veut résoudre*

$$\begin{cases} x' = 2x + 3y \\ y' = -x - y. \end{cases}$$

Les valeurs propres sont cette fois malheureusement complexes : $-j$ *et* $-j^2$ *associées à* $\begin{pmatrix} j-1 \\ 1 \end{pmatrix}$ *et* $\begin{pmatrix} j^2-1 \\ 1 \end{pmatrix}$*. Les solutions sont alors*

$$\begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} = C_1 \begin{pmatrix} j-1 \\ 1 \end{pmatrix} e^{-jt} + C_2 \begin{pmatrix} j^2-1 \\ 1 \end{pmatrix} e^{-j^2 t}.$$

Si on veut les solutions à valeurs réelles il faut que $\overline{C_2} = C_1$ *(*C_1 *et* C_2 *sont conjugués l'un de l'autre). En posant* $C_1 = a + ib$*, on trouve, après quelques calculs*

$$\begin{pmatrix} x(t) \\ y(t) \end{pmatrix} = a \begin{pmatrix} -\frac{1}{2}\cos\frac{\sqrt{3}}{2}t - \frac{\sqrt{3}}{2}\sin\frac{\sqrt{3}}{2}t \\ \cos\frac{\sqrt{3}}{2}t \end{pmatrix} e^{-t/2} + b \begin{pmatrix} \frac{1}{2}\sin\frac{\sqrt{3}}{2}t - \frac{\sqrt{3}}{2}\cos\frac{\sqrt{3}}{2}t \\ -\sin\frac{\sqrt{3}}{2}t \end{pmatrix} e^{-t/2}.$$

Cet exemple est assez méchant mais cf l'exercice 5.4.5 pour vous entraîner sur un cas plus simple.

5.3 Systèmes différentiels NON LINEAIRES

Quand le système est non linéaire, on ne sait pas en général calculer les solutions. Néanmoins, on veut pouvoir dire des choses qualitatives. Par exemple : quand $t \to +\infty$ la solution $(x(t), y(t))$ tend vers un équilibre $(0, y^* > 0)$ (c.a.d. $x(t)$ disparaît et $y(t)$ survit), ou vers un équilibre $(x^* > 0, 0)$, ou vers un équilibre $(x^* > 0, y^* > 0)$ (c.a.d. coexistence des deux populations), ou la solution "oscille", ou autre chose...
Pour cela, on peut tracer les isoclines, la direction des trajectoires, déterminer les équilibres et étudier leur stabilité.

Notion de trajectoire. Prenons $x(t) = \cos t$ et $y(t) = \sin t$. Je peux, dans un repère, mettre t en abscisse et tracer les deux courbes représentatives des fonctions x, y, avec en ordonnée $x(t)$ (ou $y(t)$). Je suis donc dans le plan (t, x) (ou (t, y)) et j'ai deux sinusoïdes.
Une autre façon de voir est de tracer la trajectoire associée c.a.d. l'ensemble des points $(x(t), y(t)) = (\cos t, \sin t)$ quand le temps t décrit $\mathbf{R}$. Je suis donc dans le plan (x, y) et j'ai un cercle !
Notez que, quand je trace la courbe représentative d'une fonction, pour chaque abscisse on a (au maximum) un point. En revanche, quand je trace une trajectoire, pour chaque abscisse on peut avoir plusieurs points. C'est le cas si au cours du temps, (x, y) repasse par le même point, ce qui arrive toujours quand x et y sont périodiques avec même période (cf ex. ci dessus).
Quel est l'intérêt pour nous ? Eh bien, ne sachant pas calculer les solutions $x(t)$ et $y(t)$ on a peu de chances de tracer leurs courbes... Mais on dispose d'outils adpatés pour dire des choses sur les trajectoires, et donc sur $x(t)$ et $y(t)$... Expliquons cela (cf le cours pour les dessins etc) sur deux exemples de la section 5.1.

Proie-prédateur

On reprend

$$\begin{cases} x' = x(1-y) \\ y' = ry(-1+x). \end{cases} \qquad \boxed{\text{PROIE-PREDATEUR}}$$

On trace (en rouge) l'**isocline** associé à x, c.a.d. dans le plan (x, y) les points qui annulent $x(1-y)$, soit deux droites. Cet isocline partage le plan en régions où "x grandit" et des régions où "x diminue".
On trace (en vert) l'**isocline** associé à y, c.a.d. dans le plan (x, y) les points qui annulent $ry(-1+x)$, soit deux droites. Cet isocline partage le plan en régions où "y grandit" et des régions où "y diminue".
• Première info : à l'intersection des deux isoclines, on trouve les **équilibres** du système (c.a.d. une solution ayant un équilibre comme condition initiale n'en bouge pas !). Ici les équilibres sont $(0, 0)$ (tout le monde disparaît) et $(1, 1)$ (tout le monde survit avec saturation).
• Deuxième info : on peut dessiner des flèches qui indiquent la **direction des trajectoires**.

Avec cela, on comprend (à peu près) que les trajectoires sont périodiques autour de l'équilibre $(1, 1)$. Ceci indique que les solutions du système proie-prédateur vont osciller autour de 1 en opposition de phases : x (=proie) croît, faisant augmenter y (=prédateur) ; donc par prédation x diminue puis, par manque de nourriture y décroît ; donc par manque de prédateur, x croît etc...etc... Notez, que dans ce cas, on n'a pas convergence vers un équilibre...

Un autre renseignement utile qui complète l'analyse ci-dessus est d'étudier la stabilité des équilibres.

Stabilité de $(0,0)$**.** Si $x \approx 0$ et $y \approx 0$ alors le système devient :

$$\begin{cases} x' = x \\ y' = -ry, \end{cases} \qquad \boxed{\text{PROIE-PREDATEUR LINEARISE EN } (0,0)}$$

soit un système LINEAIRE, de matrice $A = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 0 & -r \end{pmatrix}$. Une des valeurs propres est positive, donc l'équilibre est INSTABLE. On ne convergera donc jamais vers $(0,0)$!
Stabilité de $(1,1)$**.** Si $\bar{x} = 1 - x \approx 0$ et $\bar{y} = 1 - y \approx 0$ alors le système devient :

$$\begin{cases} \bar{x}' = -\bar{y} \\ \bar{y}' = r\bar{x}, \end{cases} \qquad \boxed{\text{PROIE-PREDATEUR LINEARISE EN } (1,1)}$$

soit un système LINEAIRE, de matrice $A = \begin{pmatrix} 0 & -1 \\ r & 0 \end{pmatrix}$. Les valeurs propres sont complexes conjuguées $\pm i\sqrt{r}$, ce qui cache des cosinus et des sinus, d'où les oscillations...

Compétition

On reprend

$$\begin{cases} x' = x(1 - x - \alpha y) \\ y' = ry(1 - y - \beta x). \end{cases} \qquad \boxed{\text{COMPETITION}}$$

Les équilibres sont $(0,0)$ (c.a.d. tout le monde perd), $(0,1)$ (c.a.d. y gagne), $(1,0)$ (c.a.d. x gagne) et $(\frac{1-\alpha}{1-\alpha\beta}, \frac{1-\beta}{1-\alpha\beta})$ [1] (c.a.d. coexistence).
Avec les outils usuels (isoclines, direction des trajectoires, équilibres, stabilité), on peut arriver aux résultats suivants (cf exercice 5.4.8) concernant le comportement de $(x(t), y(t))$ quand $t \to +\infty$:

• si $0 < \alpha < 1$ et $0 < \beta < 1$ alors la compétition est faible et on a coexistence, c.a.d. $x(t) \to \frac{1-\alpha}{1-\alpha\beta}$, $y(t) \to \frac{1-\beta}{1-\alpha\beta}$.
• si $0 < \alpha < 1$ et si $\beta > 1$ alors x est un meilleur compétiteur et il l'emporte (et y disparaît), c.a.d. $x(t) \to 1$, $y(t) \to 0$.
• si $\alpha > 1$ et si $0 < \beta < 1$ alors y est un meilleur compétiteur et il l'emporte (et x disparaît), c.a.d. $x(t) \to 0$, $y(t) \to 1$.
• si $\alpha > 1$ et si $\beta > 1$ alors on a deux bons compétiteurs et le résultat dépend des conditions initiales...

On remarque que le r n'intervient pas pour séparer les cas. En fait, il intervient dans la "dynamique" du système, en jouant sur la vitesse de convergence vers l'équilibre.

5.4 Exercices

Systèmes LINEAIRES

Exercice 5.4.1. *(Découplage aisé) La population d'un pays au temps t est constituée d'une fraction $R(t)$ (population rurale) et d'une fraction $U(t)$ (population urbaine). On note a le taux annuel d'exode rural et b le taux annuel d'exode urbain. Enfin, les villes reçoivent l'apport d'un flux migratoire en provenance de l'étranger à peu près égal à $c(t)\Delta t$ où Δt est la période de temps (courte) considérée.*

1. qu'on ne garde que s'il est positif !

Montrer que cette situation conduit aux équations

$$R'(t) = -aR(t) + bU(t), \qquad U'(t) = aR(t) - bU(t) + c(t).$$

Dans la suite on fixe $a = 0,2\, an^{-1}$, $b = 0,1\, an^{-1}$,$c(t) = cste = 0,1\, an^{-1}$, $R(0) = 1/2$, $U(0) = 1/2$. *Montrer que* $R + U$ *vérifie une EDO LINEAIRE du premier ordre. La résoudre. En déduire qu'on peut découpler le système facilement. Déterminer alors* $R(t)$ *et* $U(t)$. *Etudier le comportement en temps grand.*

Exercice 5.4.2. *(Système de taille 2) On considère deux populations de souris et de chats cohabitant sur un même territoire. On note* $s(t)$ *l'effectif de la population des souris et* $c(t)$ *l'effectif de la population des chats au temps* t. *On propose le modèle suivant pour l'évolution de ces deux populations :*

$$\begin{array}{rl} s'(t) = & \frac{11}{2}s(t) - \frac{5}{2}c(t) + 1 \\ c'(t) = & \frac{7}{2}s(t) - \frac{1}{2}c(t) \end{array}$$

1. *Que représente les différents coefficients de ce système ? Comment pourrait-on justifier ce modèle ?*
2. *On suppose qu'à* $t = 0$ *on a* $s(0) = 400$ *et* $c(0) = 100$. *Calculer* $s(t)$ *et* $c(t)$.
3. *Quelle va être l'évolution des populations des souris et des chats sur le long terme ?*
4. *Montrer que le rapport des deux populations tend vers un.*

Exercice 5.4.3. *(Système de taille 3 avec valeur propre double) On considère le système différentiel suivant :*

$$\begin{array}{rcl} l'(t) & = & 1/2l(t) + 1/2a(t) + v(t) \\ a'(t) & = & a(t) \\ v'(t) & = & 1/2l(t) - 1/2a(t) \end{array} .$$

1. *On suppose qu'à* $t = 0$, *on a les conditions initiales* $l(0) = 60, a(0) = 30$ *et* $v(0) = 0$. *Déterminer les fonctions* $l(t), a(t)$ *et* $v(t)$.
2. *Déterminer le comportement en temps grand de* $\frac{l(t)}{l(t)+a(t)+v(t)}, \frac{a(t)}{l(t)+a(t)+v(t)}, \frac{v(t)}{l(t)+a(t)+v(t)}$.
3. *Montrer qu'avec un peu d'astuce on pouvait faire cela sans matrice...*

Exercice 5.4.4. *(Matrice non diagonalisable) Montrer que la matrice* $A = \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ 0 & 1 \end{pmatrix}$ *n'est pas diagonalisable. Malgré cela résoudre le système différentiel associé à cette matrice (ça marche car A est triangulaire supérieur). Indication : si à un moment vous avez besoin d'une solution particulière, vous pouvez peut être chercher sous la forme* $z(t) = \alpha t e^t$ *avec* α *à déterminer...*

Exercice 5.4.5. *(En passant par* $\mathbf{C}$*) On se donne le système différentiel suivant :*

$$\begin{array}{rcl} x_1'(t) & = & -x_2(t) \\ x_2'(t) & = & x_1(t) \end{array}$$

Résoudre ce système et donner la solutions vérifiant $x_1(0) = 1$ *et* $x_2(0) = 0$.

Exercice 5.4.6. *(Système de taille 2 avec 2 valeurs propres complexes) On considère une population d'animaux, qui comprennent des individus dominants et des individus dominés. On note* $n_1(t)$ *le nombre de dominés et* $n_2(t)$ *de dominants. Les observations montrent que la démographie des dominés est positive, et conduit à un accroissement, entre deux instants* t *et* $t + \Delta t$ *très proches, d'une quantité de nouveaux dominés égale à* $\frac{\Delta t}{5} n_1(t)$, *tandis qu'une quantité égale à* $\frac{\Delta t}{10} n_1(t)$ *parvient à rejoindre le groupe des dominants. Les dominants, souvent plus vieux, ont une démographie négative et, entre deux instants* t *et* $t + \Delta t$ *très proches, une quantité égale à* $\frac{\Delta t}{10} n_2(t)$ *des individus disparait. Enfin, les dominants attaquent les jeunes dominés, de sorte qu'une quantité de jeunes égale à* $\frac{\Delta t}{5} n_2(t)$ *est éliminée.*

1. *Faire un bilan des populations entre les temps* t *et* $t + \Delta t$.
2. *En faisant* $\Delta t \to 0$, *obtenir un système différentiel linéaire d'ordre 1.*
3. *Déterminer les valeurs propres de la matrice* A *sous jacente. Quel est le "problème" ?*
4. *Résoudre le système en supposant qu'on a* $n_1(0) = 4$ *centaines de dominés et* $n_2(0) = 2$ *centaines de dominants à* $t = 0$.

Exercice 5.4.7. *(Système de taille 3, avec valeur propre zéro et deux valeurs propres complexes) L'aleurode des serres (Trialeurodes vapurarium Westwood) est un insecte qui s'attaque aux cultures en serres. Son cycle de vie comporte plusieurs stades : oeuf, des stades larvaires et un stade adulte. Nous souhaitons connaitre la répartition de la population d'aleurodes en les différents stades, afin d'optimiser l'action des insecticides. Nous notons* $N(t)$ *le nombre d'oeufs,* $L(t)$ *le nombre d'individus au stade larvaire et* $A(t)$ *le nombre d'adultes ([2]). On suppose que, par unité de temps, 20% des oeufs se transforment en larves, 20% des larves se tranforment en adultes, 20% des adultes meurent et il y a une ponte d'un nombre d'oeufs égal à 20% des adultes.*

Ecrire le système différentiel. Montrer que le nombre total d'aleurodes $N(t) + L(t) + A(t)$ *reste constant. Transformer alors le système de taille 3 sans source en un système de taille 2 avec source. Résoudre le système. Exprimer* $N(t)$, $L(t)$, $A(t)$ *en supposant* $N(0) = 0$, $L(0) = 100$, $A(0) = 300$.

Systèmes NON LINEAIRES

Exercice 5.4.8 (Compétition). *On reprend le système de compétition*

$$\begin{cases} x' = x(1 - x - \alpha y) \\ y' = ry(1 - y - \beta x). \end{cases}$$

1. *Expliquer le comportement du système pour* α *très petit (c.a.d.* $\alpha \to 0$ *en termes mathématiques).*
2. *On suppose ici* $0 < \alpha < 1$, $0 < \beta < 1$. *Etudier les isoclines, la direction des trajectoires, les équilibres et leur stabilité, et expliquer qu'on aura coexistence.*

Exercice 5.4.9 (Mutualisme). *On reprend le système de mutualisme*

$$\begin{cases} x' = x(1 - x + \alpha y) \\ y' = ry(1 - y + \beta x). \end{cases}$$

1. *On suppose ici* $\alpha\beta > 1$ *(forte entraide). Etudier les isoclines, la direction des trajectoires, les équilibres et expliquer qu'on aura explosion des deux populations.*
2. *On suppose ici* $\alpha\beta < 1$ *(entraide "raisonnée"). Etudier les isoclines, la direction des trajectoires, les équilibres et expliquer qu'on aura convergence vers un équilibre* $(x^* > 1, y^* > 1)$ *(qui est donc meilleur que l'équilibre logistique* $(1, 1)$*).*

2. Nous considérons en fait ici un modèle simplifié en ne distinguant pas les différents stades larvaires qui, dans la réalité, sont au nombre de 4.

Chapitre 6

Population structurée en espace (EDP)

Précédemment, la taille de la population à l'instant t était donnée par $p(t)$. Mais cette vision néglige la répartition spatiale de la population. Celle ci n'est a priori pas uniforme et certains endroits sont plus peuplés que d'autres. Pour prendre en compte cela, il ne faut plus considérer $p(t)$ une taille de population mais $u(t,x)$ une densité de population. Ici, $t \geq 0$ est un temps continu, et $x \in \mathbf{R}$ représente un espace (à une dimension pour simplifier ; par exemple une route ou un chemin qu'on assimile à une droite) continu et non borné. On rencontre alors non plus des EDO (équations différentielles ordinaires où interviennent les dérivées de $p(t)$) mais des EDP (équations aux dérivées partielles où interviennent les dérivées partielles de $u(t,x)$). Par exemple $\frac{\partial u}{\partial t}$ est la dérivée partielle de u par rapport au temps calculée en faisant "comme si x était constant" ; $\frac{\partial^2 u}{\partial x^2}$ est la dérivée partielle d'ordre 2 par rapport à x calculée en faisant "comme si t était constant"...
Le monde des EDP est très vaste et les techniques utilisées très variées. Par exemple les quelques lignes sur les équations de réaction-diffusion de la sous section 6.3 occupent un grand nombre de chercheurs (dont moi) à temps complet... Ce Chapitre est là à titre culturel : c'est une "micro-ouverture" vers des modèles plus complexes.

6.1 Equation de la chaleur

Un bon modèle pour une population "diffusant" dans son milieu est l'équation de la chaleur

$$\frac{\partial v}{\partial t} = \frac{\partial^2 v}{\partial x^2}, \quad t > 0,\ x \in \mathbf{R}, \tag{6.1}$$

à laquelle on adjoint une donnée initiale

$$v(0,x) = v_0(x).$$

1. Montrer que la Gaussienne

$$G(t,x) = \frac{1}{\sqrt{4\pi t}} e^{-x^2/(4t)}$$

   est solution de l'équation de la chaleur (6.1).

2. Tracer les graphes de $x \mapsto G(t,x)$ pour $t \to 0$ et pour $t \to +\infty$. Que cela veut il dire pour la population ?

3. On admet que, pour tout $t > 0$, on a
$$\int_{\mathbf{R}} G(t,x)dx = 1.$$
Que cela veut il dire pour la population ?

6.2 Croissance LINEAIRE

Maintenant, en plus de la diffusion, on fait une hypothèse de croissance LINEAIRE et on considère donc
$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + ru, \quad t > 0,\ x \in \mathbf{R}, \tag{6.2}$$
où $r > 0$.

1. On pose $v(t,x) = e^{-rt}u(t,x)$. Quelle EDP v vérifie t elle ? En déduire que
$$u(t,x) = e^{rt}G(t,x)$$
est solution de (6.2).
2. Tracer les graphes de $x \mapsto e^{rt}G(t,x)$ pour $t \to 0$ et pour $t \to +\infty$. Que cela veut il dire pour la population ? Noter également que
$$\int_{\mathbf{R}} G(t,x)dx = e^{rt} \to +\infty.$$
3. Montrer que, quand $t \to +\infty$, on a
$$u(t,ct) \to +\infty \text{ si } 0 < c < 2\sqrt{r}, \quad u(t,ct) \to 0 \text{ si } c > 2\sqrt{r}.$$
Autrement dit on a une connexion "$+\infty$—0" qui voyage à vitesse $c^* = 2\sqrt{r}$.

6.3 Croissance NON LINEAIRE : équation de réaction diffusion

Pour remédier au "$+\infty$" ci-dessus, on peut sans surprise (cf Chapitre 4) considérer une croissance logistique. On a alors l'équation de Fisher-KPP :
$$\frac{\partial u}{\partial t} = \frac{\partial^2 u}{\partial x^2} + ru(1-u) \quad t > 0,\ x \in \mathbf{R}. \tag{6.3}$$
On peut montrer qu'il y a des connexions 1—0 décroissantes et solutions de (6.3) voyageant à vitesse $c \geq c^* = 2\sqrt{r}$. Ce sont donc des équations très adaptées pour modéliser des invasions biologiques...

Evidemment on peut continuer à compliquer les modèles pour mieux rendre compte de la réalité. Par exemple le taux de croissance r n'est pas forcément constant : il peut dépendre de la position x avec $r(x)$ grand pour des zones favorables mais $r(x)$ petit (voire négatif) pour des zones défavorables ; il peut aussi dépendre des saisons, on a alors $r(t)$ périodique ; on peut aussi avoir $r(t,x)$... On peut aussi considérer des effets non locaux (diffusion à longue portée des graines par exemple), ou des systèmes d'EDP... etc...

Bibliographie

[1] J. D. Murray, *Mathematical biology. I. A introduction*, Springer-Verlag, New York, 2002.

[2] J. D. Murray, *Mathematical biology. II. Spatial models and biomedical applications*, Springer-Verlag, New York, 2003.